·般解説

泉

嘼

太

情報量最大化と発火率制御から導かれるシナプス可塑性

幸 **

*独立行政法人 理化学研究所 脳科学総合研究センター 埼玉県和光市/ 東京大学大学院 新領域創成科学研究科 複雑理工学専攻 千葉県柏市 柏の葉

郎*・合

原

- ** 東京大学生産技術研究所 東京都目黒区駒場 / ERATO 合原複雑数理モ デルプロジェクト 東京都渋谷区上原
- * RIKEN Brain Science Institute, Hirosawa 2–1, Wako, Saitama, Japan/ Department of Complexity Science and Engineering, Graduate School of Frontier Sciences, University of Tokyo, Kashiwa, Chiba, Japan
- ** Institute of Industrial Science, University of Tokyo, 4–6–1 Komaba, Meguro, Tokyo, Japan / ERATO Complexity Modelling Project, JST, 3–23–5 Uehara, Shibuya, Tokyo, Japan
- * E-mail: taro.toyoizumi@brain.riken.jp
- ****** E-mail: aihara@sat.t.u-tokyo.ac.jp

1. まえがき

神経細胞の発する信号はシナプスを通じてつぎの神経細 胞へと伝達される.このシナプスの伝達効率は神経活動に 依存して変化するが,このシナプス可塑性と脳の情報処理 との関係は重要な研究課題である.シナプス可塑性が担う 機能の分子生物学的・生化学的解明を目指すボトムアップ 的方法に対して,理論的に,特定の機能を最適化するため のシナプス学習則を導くトップダウン的方法も広く研究さ れている.本解説では,神経細胞の伝達する情報量を生理 学的条件下で最適化することで得られるシナプス学習則と 生理実験により観測されるシナプス可塑性との関係につい て説明する.

2. 背景

神経細胞は脳内の情報処理における基本的単位であり、 スパイクと呼ばれる活動電位を生成し(神経発火),これを もとに情報伝達を行う、ここで、ある神経細胞からの出力 スパイクをつぎの神経細胞に伝達する役割を担うのがシナ プスであり、そのシナプス前神経細胞のスパイクがシナプ ス後神経細胞の膜電位に与える影響の大きさをシナプス強 度として表わす. このシナプス強度は神経細胞の活動に依 存して変化することが知られていて、記憶や学習の基本的 メカニズムとしても盛んに研究されている15),16).シナプス の可塑性に関しては、Hebbによって提唱されたように15), シナプスの前後の神経細胞の発火率の相関に応じて変化す ることが生理実験により確かめられている^{6),11)}.シナプス の可塑性はまた、神経回路の活動レベルを生理学的に適当 な範囲に保つ(恒常性維持機能)上でも重要な役割を果た していると考えられている^{2),20)}. さらに近年では,シナプ スの可塑性は神経細胞の発火率に依存するばかりでなく, 個々の発火時刻にも依存して変化することが発見されてい る (スパイク時刻依存可塑性:STDP)^{4), 12), 25), 30)}. そして, 神経細胞が発火率のみでなく、発火時刻に情報を乗せて情 報を伝達しているというスパイク符号化仮説32),33)ととも

キーワード:情報量最大化 (information maximization), シナプス可塑性 (synaptic plasticity), スパイク時刻依存性 (spike-timing dependent plasticity), 入力選択性形成 (development of input selectivity). IL0008/06/458-0741 © 2006 SICE

に,従来の発火率を中心とした解析から,発火時刻を重視 した解析へとパラダイムシフトが起こっている.

本解説ではこのシナプスの変化を最適化の観点から説明 する.神経回路はさまざまな状況で、ほぼ最適に機能してい ることが報告されている.最適化の基準としては,消費エネ ルギー^{23), 24)} や目標からの誤差²¹⁾ など,いくつかの基準が 考えられてきたが、情報伝達量の最大化もまた、神経回路の 重要な性質の1つである^{3), 29)}. Laughlin らは, ハエの視覚 神経細胞の応答関数が、外的環境の情報を効率的に伝える ように最適化されていることを発見した22).また、この最 適化は発達段階で生得的に行われるのみでなく、外的環境 の変化に動的に適応することも知られている⁷). Linsker は シナプスが神経細胞の入出力に関する相互情報量を最適化 するように可塑的に変化するという仮説(情報量最大化原 理)を提唱し、情報量最大化原理から、生理学的に確認され ていた Hebb 型のシナプス学習則が導かれること、この原 理によって発達段階の視覚野の神経細胞の方位選択性17),18) の形成が説明できることを示した26)~29).この情報量最大 化原理は、視覚野の自己組織化の原理として研究されてい るのみならず,独立成分分析との関係³⁾など工学的応用の 観点からも注目を集めている.

本解説では、シナプスが神経細胞の出力発火率を恒常的 に保ちつつ、入出力スパイク列間の相互情報量を最大化す るように変化するという仮定のもとで、最適なシナプス学 習則を導く.得られた最適学習則は、神経細胞の膜電位、平 均発火率、および入出力スパイク時刻に依存するオンライ ン学習則として記述される.情報量の最大化からは、シナ プスがその前後の神経細胞の活動の相関に依存して変化す る Hebb 的可塑性が導かれる.

特に, Poisson 発火細胞に対しては, このシナプス学習則 が Bienenstock-Cooper-Munro によって提唱された⁵⁾, 発 火率依存性と恒常的可塑性を満たすことを示す³⁵⁾.

さらに,情報量最大化から導かれる学習則に関して,入出 力細胞による発火時刻の差がシナプス強度の変化に与える影 響を見積もるとともに,生理学的に観測されている STDP 特性との関係についても考察する36).

3. スパイク神経細胞モデルとスパイク 確率

神経細胞は入力刺激の強度に応じてスパイク列を生成する.ここでは,確率的に発火する神経細胞モデルを用いて,入力スパイク列と出力スパイク列の間の関係を記述する. 出力神経細胞が N 個の入力神経細胞から入力を受け取る と仮定する(図1参照).個々の入力スパイクが出力神経



図1 出力神経細胞は N 個の入力神経細胞からのスパイ ク列 X を受け、膜電位 u と直近発火時刻に応じて スパイク列 Y を生成する.

細胞の膜電位に与える影響の大きさをシナプス強度 w_j で, また時間応答を $\epsilon(t) = \exp(-t/\tau_m)\mathcal{H}(t)$ mV によって表わ す. ここで $\tau_m = 10$ ms は膜時定数であり, $\mathcal{H}(t)$ は $t \ge 0$ で 1, その他で 0 をとるステップ関数である. ここでは,時 間間隔 T の間の入力スパイク列を Dirac のデルタ関数の和 として表現する. すなわち, j 番目の入力神経細胞が時刻 $t_j^{f_j}(f_j = 1, \ldots, n_j(T))$ に発火するとして,入力スパイク 列を $x_j(t) = \sum_{f_j=1}^{n_j(T)} \delta(t - t_j^{f_j})$ と表わす. したがって,

$$h_j(t) = \int \epsilon(t - t') x_j(t') dt'$$
(1)

と定義すれば、入力神経細胞 j からのシナプス後電位は $w_j h_j$ によって表現され、これらの入力を受けて出力神経細胞の膜電位は、静止膜電位 u_r から

$$u(t) = u_r + \sum_{j=1}^{N} w_j h_j(t)$$
 (2)

へと時間変化する.以降では、すべての入力神経細胞からの スパイク列を形式的に $X(T) = \{x_i(t) | i = 1, ..., N, 0 \le t < T\}$ と表わす.

時刻 t における出力神経細胞の発火確率密度 ρ は, 膜電 位 u および不応期係数 R に依存し,

$$\rho(t) = g(u(t))R(t) \tag{3}$$

と書ける.ここで $g(u) = g_M / [1 + \exp(-\beta(u-\theta))]$ はシグ モイド関数であり, 膜電位が高いほど発火確率が高いことを 表わす. また不応期係数は $R(t) = \frac{t-\hat{t}}{\tau_r+t-\hat{t}}$ とモデル化され, R は直近発火時刻 \hat{t} の直後 0 に減少し, その後, 時定数 τ_r で 1 に回復する. このモデルは, 発火確率が直近発火時刻 \hat{t} に 依存するという意味で, 非一様 Poisson 発火の一般化であり, 確率的に発火するスパイク応答モデル¹⁴⁾ に対応する. 入力ス パイク列 X(T) が与えられたもとで, この発火モデルが出力 スパイク列 $Y(T) = \{y(t) = \sum_{f=1}^{n(T)} \delta(t-t^f) | 0 \le t < T\}$ を出力する確率密度は, 時刻 $\{t^f\}_{f=1}^{n(T)}$ に発火する確率密 度 $\prod_{f=1}^{n(T)} \rho(t^f)$ と, その他の区間 [0,T) で発火しない確率 $e^{-\int_0^T \rho(t)dt}$ の積として

$$P(Y|X) = \left(\prod_{f=1}^{n(T)} \rho(t_f)\right) e^{-\int_0^T \rho(t)dt} = e^{\int_0^T dt [y(t)\log(\rho(t)) - \rho(t)]}$$
(4)

と書ける. 同様に, X からの影響を周辺化した場合の, 時刻 t における発火確率密度は $\bar{\rho}(t) = \langle \rho(t) \rangle_{X(t)|Y(t)}$ によって表 わされる. これは,入力スパイク列 X(t) が与えられず,過 去の出力神経細胞の発火時刻のみが与えられたもとでの平均 発火確率密度に対応する.ここで,平均操作は $\langle \cdot \rangle_{X(t)|Y(t)} = \int dX(t) \cdot P(X(t)|Y(t))$ の意味であり,X(t) に関する積 分は $\int dX(t) = \sum_{n_j(t)=0}^{\infty} \int \cdots \int_{0}^{T} \prod_{j=1}^{n} \prod_{f_j=1}^{n_j(t)} dt_j^{f_j}$,また Y(t) に関する積分は $\int dY(t) = \sum_{n(t)=0}^{\infty} \int \cdots \int \prod_{f=1}^{n(t)} dt^f$ を表わす. つまり dX, dY は,すべてのスパイク数に関す る和とスパイク時刻に関する積分を形式的に表わしたもの である. 周辺化された発火確率密度 $\bar{\rho}$ を用いて,出力スパ イク列の周辺確率密度は

$$P(Y) = e^{\int_0^T dt [y(t) \log(\bar{\rho}(t)) - \bar{\rho}(t)]}$$
(5)

と表わされる.本解説では出力神経細胞の発火確率は直前 の発火時刻のみに依存すると仮定するが、(4)式および(5) 式は、より一般的な ρ に関しても同様に成立する.

4. 情報量最大化と発火率制御

本節では,入出力スパイク列間の相互情報量を定式化し, 発火率に対する恒常性の基準を導入する.

入力スパイク列と出力スパイク列の間の相互情報量は(4) 式と(5)式を用いて

$$I(Y;X) = \left\langle \log \frac{P(Y|X)}{P(Y)} \right\rangle_{Y,X} \tag{6}$$

と定義される⁹⁾. ここで平均 $\langle \cdot \rangle_{Y,X}$ は P(Y,X) に関して である. この相互情報量は X(T) を観測することによっ て, Y(T) の予測がどの程度向上するかを表わす指標であ り, また, 出力神経細胞によって伝達される入力スパイク 列に関する情報量を示している. 発火率によって神経情報 が符号化されているという発火率コーディングの立場¹⁾から,入出力発火率間の相互情報量が考えられることが多かった^{3), 29), 31)}が,ここではスパイク時刻に神経情報が符号化されているという最近の知見^{32)~34)}も考慮に入れて,発火時刻と発火率を含めた情報伝達を想定している.

神経細胞は膜電位に応じて、特定のイオンを選択的に透 過するチャネルを開閉して、スパイクを生成している¹⁹⁾. し たがって、スパイク生成にあたっては神経膜のイオンポンプ がエネルギー分子である ATP (Adenosine TriPhosphate) を消費して細胞膜内外のイオン濃度勾配を保持する必要が ある.情報伝達効率の観点から見れば、高発火率を使用する ことが望ましいが、イオン濃度勾配を保つことに対するエ ネルギーコストが発生するために、発火率とエネルギー消 費の間にはトレードオフがある²³⁾. また、生体内において は、適当な発火頻度を維持する恒常性維持機能の存在が知 られている³⁷⁾. 本解説では、この恒常性を表わす指標とし て (5) 式の周辺スパイク確率密度 P(Y) と目標周辺スパイ ク確率密度 $\tilde{P}(Y) = e^{\int_{0}^{T} dt[y(t)\log(\tilde{\rho}(t)) - \tilde{\rho}(t)]}$ との間の KL ダイバージェンス⁹⁾

$$D(\rho||\tilde{\rho}) = \left\langle \log \frac{P(Y)}{\tilde{P}(Y)} \right\rangle_{Y}$$
(7)

を考える. ここで平均 $\langle \cdot \rangle_Y$ は P(Y) に関してであり, (7) 式 は実際の発火確率密度 ρ と目標発火確率密度 $\tilde{\rho}(t) = \tilde{g}R(t)$ との差を表わす指標である. ただし $\tilde{g} = g(\tilde{u})$ は定数とす る. したがって, (6) 式および (7) 式を用いて,最大化すべ き目的関数は

$$\mathcal{L} = I(Y;X) - \gamma D(\rho || \tilde{\rho}) \tag{8}$$

と表わされる. ここでパラメータ γ は I 項に対する D 項 の重みを決め, 情報伝達量と発火率に関する制約とのトレードオフを調節するためのパラメーターである.

5. 最適シナプス学習則

ここでは、(8) 式の目的関数の勾配法 $\Delta w_j \propto \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial w_j}$ とし て最適なシナプス学習則を導出する.ここでシナプス境界 条件として、シナプスは $0 \leq w_j \leq w_{\text{max}}$ の範囲で目的関 数を最大化するように変化すると仮定する.シナプス強度 の値に上限があるため、複数のシナプスが協調して情報伝 達を担う必要性が生じる.相互情報量の微分からは

$$\frac{\partial I}{\partial w_j} = \left\langle \frac{\partial \log P(Y|X)}{\partial w_j} \log \frac{P(Y|X)}{P(Y)} \right\rangle_{Y,X} \quad (9)$$

恒常性を表わす項の微分からは

$$\frac{\partial D}{\partial w_j} = \left\langle \frac{\partial \log P(Y|X)}{\partial w_j} \log \frac{P(Y)}{\tilde{P}(Y)} \right\rangle_{Y,X} \tag{10}$$

が得られる.特に,変数 $c_j, B^{
m post}$ を

$$c_j(t) = \frac{\partial \log g(u)}{\partial u} [y(t) - \rho(t)] h_j(t), \qquad (11)$$

$$B^{\text{post}}(t) = \left\{ y(t) \log \frac{\rho(t)}{\bar{\rho}(t)} - \left[\rho(t) - \bar{\rho}(t)\right] \right\}$$
$$-\gamma \left\{ y(t) \log \frac{\bar{\rho}(t)}{\bar{\rho}(t)} - \left[\bar{\rho}(t) - \tilde{\rho}(t)\right] \right\}$$
(12)

として導入すれば,(4) 式と(5) 式より, $\frac{\partial \log P(Y|X)}{\partial w_j} = \int_0^T c_j(t') dt', \log \frac{P(Y|X)}{P(Y)} - \gamma \log \frac{P(Y)}{P(Y)} = \int_0^T B^{\text{post}}(t) dt$ と計算できるから, \mathcal{L} の微分は

$$\frac{\partial \mathcal{L}}{\partial w_j} = \int_0^T dt \left\langle \left[\int_0^T c_j(t') dt' \right] B^{\text{post}}(t) \right\rangle_{Y,X}$$
(13)

と表現される. ここで注意すべきは $\langle c_j(t') \rangle_{Y|X} = 0$ という 性質である. すなわち, もし X が与えられたもとで $c_j(t')$ と $B^{\text{post}}(t)$ に相関がなければ $\langle c_j(t')B^{\text{post}}(t) \rangle_{Y,X} = 0$ と なる. つまり, t' > t の場合, または τ_{AC} を出力スパイク 列 Y に対する自己相関長として $(t - t') \gg \tau_{AC}$ の場合に は, c_j と B^{post} の相関が消えることがわかる.

このため, $c_j(t)$ をローパスフィルターを通して積分した ものを

$$C_j(t) = \lim_{\varepsilon \to +0} \int_0^{t+\varepsilon} c_j(t') e^{-(t-t')/\tau_C} dt'$$
(14)

と定義すれば, $\tau_C > \tau_{AC}$ を満たす τ_C を用いて, シナプ ス強度に対するのオンライン学習則は

$$\tau_w \frac{dw_j}{dt} = C_j(t) B^{\text{post}}(t) \tag{15}$$

と書ける. (15) 式は τ_C が有限だという意味で (13) 式の 近似である. また, (13) 式に含まれる平均操作 $\langle \cdot \rangle_{Y,X}$ の 計算は一般には繁雑なので(特殊な場合については次節以 降で計算する), (15) 式では,定常性入力および十分遅い 学習速度 τ_w を仮定することで,この試行平均を長時間平 均で置き換えている. (15) 式の学習則において, C_j は出 力スパイク y とシナプス j からのシナプス後電位 h_j の 時間累積的な相関を表わしている.すなわち,入力が出力 発火確率に与える影響を表わしているということで,Hebb 的な性質をもつ項である.また, B^{post} は三つの確率密度 $P(Y|X), P(Y), \tilde{P}(Y)$ の対数尤度の比較により得られる項 であり,出力スパイク y,発火確率密度 ρ ,周辺化された発 火確率密度 $\bar{\rho}$,目標発火確率密度 $\tilde{\rho}$ に依存する.ただし (3) 式により, ρ 依存性は,膜電位 u(t) の依存性に読みかえる ことができる.

6. BCM 則との対応

(15) 式の最適学習則の導出では,(13) 式の Y,X に関す る平均を長時間平均で置き換えることによって,入出力ス パイク時刻に依存した学習則を導いた.しかし出力神経細胞がポアソン発火をする場合,すなわち不応期係数 R が 常に1の場合には,(13)式の Y に関する平均を陽に計算 できる.ポアソンスパイク列 Y の統計量は発火確率密度 $\rho = g(u)$ のみによって記述され,特に $\langle y(t) \rangle_{Y|X} = \rho(t)$, $\langle y(t)y(t') \rangle_{Y|X} = \rho(t)\delta(t - t')$ である.したがって, \mathcal{L} の 微分は

$$\frac{\partial \mathcal{L}}{\partial w_j} = \int_0^T dt \left\langle \frac{\partial \rho(t)}{\partial w_j} \log \frac{\rho(t)}{\Theta(t)} \right\rangle_X \tag{16}$$

と計算できる. ただし $\Theta(t) = \bar{\rho}^{(1+\gamma)}/\tilde{\rho}^{\gamma}$ である. した がって, X に関する平均のみを長時間平均に置き換え, $\frac{\partial \rho(t)}{\partial w_j} = \rho(t)(1-\rho(t)/g_M)\beta h_j(t)$ を用いると, ポアソン神 経細胞に対する最適学習則は

$$\tau_w \frac{dw_j}{dt} = \beta h_j(t) \Phi(\rho(t), \Theta(t))$$
(17)

と記述できる. ただし, $\Phi(\rho, \Theta) = \rho(1 - \rho/g_M) \log(\rho/\Theta)$ と置いた.この関数の例を図2に示す.ただし、パラメー ターの値は $g_M = 500 \,\text{Hz}, \, \gamma = 0.1, \, \tilde{\rho} = 0.1 \,\text{Hz}$ とした. (17) 式は生理実験によって確認されているつぎの2つの性 質を示す.1つ目は、高発火領域 $\rho > \Theta$ ではシナプスは 長期増強 $\left(\frac{dw_i}{dt} > 0\right)$ し,低発火領域 $\rho < \Theta$ ではシナプス は長期減衰 $\left(\frac{dw_j}{dt} < 0\right)$ することである¹¹⁾. そして,高発火 領域と低発火領域の境界 Θ は長期的な平均発火率 ρ に応 じて発火率を一定に保つように変化することである20).こ れらの性質はいずれも,神経細胞の選択性の形成に必要な 要素として, Bienenstock-Cooper-Munro らによって理論 的に提唱されていたものである (BCM 則)⁵⁾. (15) 式の学 習則は, BCM 則が, 発火率に制約があるもとでの情報量 最大化に対応するという情報理論的解釈を与えるとともに, 発火率モデルに対して定式化されていた BCM 則を、スパ イク神経細胞モデルに対して一般化したものであると考え られる35).



図2 シナプス可塑性の発火率依存性を示す関数 Φ. 平均発火率 ρ の値は 10 Hz (点線), 20 Hz (実線), 30 Hz (一点鎖線).

7. スパイク時刻依存性可塑性

前章では最適シナプス学習則の発火率依存性について説明したが、この学習則は入出力発火時刻にも依存する.本章では、膜電位 u が目的膜電位 \tilde{u} からの微小摂動で表わされる場合について、シナプス変化量の発火時刻依存性を調べる.すなわち、 $\Delta u = u - \tilde{u}$ が、微小だとして、(13)式を定数 \tilde{u} の周りで1次まで展開すると、

$$\frac{\partial \mathcal{L}}{\partial w_j} \approx \int_0^T dt \int_0^T dt' \langle J(t',t)h_j(t)F(t)\rangle_X \tag{18}$$

と書き表わせる. ただし,

$$F(t) = \Delta u(t) - (1+\gamma)\Delta \bar{u}(t), \qquad (19)$$

 $\Delta \bar{u}(t) = \langle \Delta u(t) \rangle_X, \, \tilde{g}' = \frac{dg}{du}|_{u=\tilde{u}} \, \, \tilde{c} \, \mathfrak{H} \, \mathfrak{h},$

$$J(t,t') = \left(\frac{\tilde{g}'}{\tilde{g}}\right)^2 \langle [y(t) - \tilde{\rho}(t)] [y(t') - \tilde{\rho}(t')] \rangle_{Y|\tilde{u}}$$
(20)

と定義した. (20) 式で, 平均 〈·〉_{Y|ũ} は $P(Y|\tilde{u}) = P(Y|X)|_{u=\tilde{u}}$ に関してである. (4) 式の対数尤度の u に 関する汎関数微分が $\frac{\delta \log P(Y|X)}{\delta u(t)}|_{u=\tilde{u}} = \frac{\tilde{g}'}{\tilde{g}}[y(t) - \tilde{\rho}(t)]$ で あることと, $\langle \tilde{\rho}(t) \rangle_{Y|\tilde{u}} = \langle y(t) \rangle_{Y|\tilde{u}}$ であることを用いれば,

$$J(t,t') = \left\langle \frac{\delta \log P(Y|u)}{\delta u(t)} \frac{\delta \log P(Y|u)}{\delta u(t')} \right|_{u=\tilde{u}} \right\rangle_{Y|\tilde{u}}$$
$$= -\left\langle \frac{\delta^2 \log P(Y|u)}{\delta u(t)\delta u(t')} \right|_{u=\tilde{u}} \right\rangle_{Y|\tilde{u}}$$
$$= \left(\frac{\tilde{g}'}{\tilde{g}}\right)^2 \langle y(t) \rangle_{Y|\tilde{u}} \delta(t-t')$$
(21)

と計算できる. (21) 式は出力スパイク列 Y から u(t) およ び u(t') を推定する場合のフィッシャー情報量行列に対応 する⁹⁾. この関数が非対角成分をもたないことは,各時刻 の u(t) の推定に相関がないことを示している. (21) 式を (18) 式に代入し, X, Y に関する平均を長時間平均で置き 換えると,学習則は Δu の1次まで考慮して,

$$\tau_w \frac{dw_j}{dt} = h_j(t)y(t)F(t) \tag{22}$$

と書ける.したがって (22) 式の学習則は目標膜電位 \tilde{u} からの膜電位の変動 Δu が微小であれば (すなわち個々のシナ プスからの寄与が十分小さければ),長期的に見て,(15) 式 と同様の学習結果を導くことがわかる.(22) 式の学習則は 出力スパイク列 y,シナプス後電位 h_j ,および,出力ニュー ロンの即時的・長期的膜電位変動 F に依存する.

さて、神経ネットワークにおいて、入出力スパイクは確率分布 P(Y, X) に従って発生している、今、出力神経細胞が時刻 t^{post} に、入力神経細胞 k が時刻 t^{pre} に発火したと

すれば、他のスパイクは条件つき分布 $P(Y, X|t^{\text{pre}}, t^{\text{post}})$ に従って発生することになる.この時、スパイク対を観測 したもとでのシナプス j の平均強度変化

$$\Delta w_j(t^{\text{pre}}, t^{\text{post}}) \propto \int dt \langle y(t)h_j(t)F(t) \rangle_{Y,X|t^{\text{pre}}, t^{\text{post}}}$$

は、既知の入出力発火時刻 $t^{\text{pre}}, t^{\text{post}}$ に応じてどのように変 化するかを考察する.以降では簡単のために入力スパイク列 P(X) は無相関のポアソンスパイク列であるとして計算を進 める.すなわち入力神経細胞の平均発火率を $\nu_j = \langle x_j(t) \rangle_X$ として、相関は $\langle x_j(t)x_k(t') \rangle_X = \nu_j \delta_{jk} \delta(t-t')$ となる. シナプス強度の変化 $\Delta w_j(t^{\text{pre}}, t^{\text{post}})$ を Δu の 1 次までで 計算するにあたって、まず、F は Δu の 1 次の微小量であ ることに留意しておく.ここで、 $\Delta u = 0$ の場合には、

$$P(Y|X, t^{\text{pre}}, t^{\text{post}})|_{u=\tilde{u}} = P(Y|\tilde{u}, t^{\text{post}}),$$
(23)

および、ベイズの公式を用いて

$$\frac{P(X|t^{\text{pre}}, t^{\text{post}})|_{u=\tilde{u}}}{P(t^{\text{post}}|X, t^{\text{pre}})P(X|t^{\text{pre}})}\Big|_{u=\tilde{u}} = P(X|t^{\text{pre}})$$
(24)

となることを利用すると, $\Delta w_j(t^{\text{pre}}, t^{\text{post}})$ は, $\Delta u \circ 1$ 次までを考慮して

$$\int dt \langle y(t) \rangle_{Y|\tilde{u}, t^{\text{post}}} \langle h_j(t) F(t) \rangle_{X|t^{\text{pre}}}$$
$$= \int dt \, \phi(t - t^{\text{post}}) \psi_j(t - t^{\text{pre}})$$
(25)

に比例する. ただし $\phi(t - t^{\text{post}}) = \langle y(t) \rangle_{Y \mid \tilde{u}, t^{\text{post}}}$ は出力 神経細胞の条件つき発火確率密度, また $\epsilon_1 = \int \epsilon(t) dt$ お よび $\epsilon_2 = \int \epsilon^2(t) dt$ として,

$$\psi_j(t-t^{\rm pre}) = \{ [w_j \epsilon(t-t^{\rm pre}) - \gamma \Delta \bar{u}] \epsilon(t-t^{\rm pre}) + w_j \nu_j \epsilon_2 \} \, \delta_{jk} + [w_j \epsilon(t-t^{\rm pre}) - \gamma \Delta \bar{u}] \epsilon_1 \nu_j \quad (26)$$

と定義した. 図 **3** A に (26) 式の ψ および ϕ を示す. ここ でパラメーターは $\tilde{g} = 20$ Hz, $\tau_m = 20$ ms, $\tau_r = 20$ ms, $w_j = 0.1, \Delta \bar{u} = 0.125$ とした. 関数 ϕ の時間スケールに は相対不応期 τ_r が関係し, 関数 ψ の時間スケールには膜 電位の時定数 τ_m が影響することがわかる. (25) 式のシナ プスの変化量は積分区間が十分長ければ, $t^{\text{pre}} - t^{\text{post}}$ の関 数であり, $\Delta w_j(t^{\text{pre}}, t^{\text{post}}) = \Delta w_j(t^{\text{pre}} - t^{\text{post}})$ と表わす ことができる. また, スパイク対の時間差 $|t^{\text{pre}} - t^{\text{post}}|$ が 十分に大きい場合には, t^{pre} での発火と t^{post} での発火が w_j に及ぼす影響は個別に考えることができるから, t^{pre} と t^{post} における発火の相互作用は, 個々の影響 (スパイク対 の時間差が十分に大きい場合に, t^{pre} と t^{post} での発火が



図3 (A) 条件つき発火確率 ϕ および入力スパイクの影響 ψ , (B) シナプス変化量 Δw_j^{int} の発火時刻依存 性.実線と破線は、それぞれ j = k および $j \neq k$ の場合.

wiに及ぼす影響)を差し引いた形で

$$\Delta w_j^{\text{int}} = \Delta w_j(t^{\text{pre}} - t^{\text{post}}) - \lim_{s \to \infty} \Delta w_j(s)$$
$$\propto \int ds [\phi(s + t^{\text{pre}} - t^{\text{post}}) - \langle y(t) \rangle_{Y|\tilde{u}}] \epsilon(s)$$
$$[(w_j \epsilon(s) - \gamma \Delta \bar{u}) \delta_{jk} + \epsilon_1 w_j \nu_j]$$
(27)

と記述できる.図3Bに定数倍を除いて,(27)式の Δw_j^{int} を示す.この発火時刻依存性は生理実験^{4),12),30)}により確認されているSTDP曲線と類似の性質をもち $t^{pre} < t^{post}$ で正の値をとり,また $t^{pre} > t^{post}$ で負の値をとる³⁶⁾.この結果は,スパイク時刻の差が十分大きい場合に起こるシナプス変化との比較したとき, t^{pre} の直後に t^{post} の発火が起こった場合,つまり h_jF の値が平均的に大きいところで出力スパイクが観測された場合,より長期増強が起きやすく,逆に t^{post} の直後に t^{pre} の発火が起こった場合,つまり h_jF が大きな値をとる部分で出力神経細胞が不応期に入っている場合,より長期減衰が起きやすいことを示している.

8. あとがき

個々のシナプスが、出力発火率を制御しながら、神経細 胞を通した情報伝達量を最大化するように変化する場合の シナプス学習則について解説した.学習則は、Hebb型可塑 性の性質をもつとともに、平均発火率にも依存し、発火率 を定常に保つように変化する.これらの性質は実際の神経 細胞のもつ発火率依存性ともよく合致し、発達段階での神 経細胞の選択性の形成においても重要な役割を担うことが 示されている⁸⁾.実験的に確認されている発火率依存性が このような単純なモデルから導出できることは、情報量最 大化がシナプス可塑性に深く関連することを示唆し、シナ プス可塑性に対して情報理論的な解釈を与えることになる. さらに、入出力神経細胞の発火時刻の差が、平均的なシナ プス変化率に与える影響を見積もり、これによって得られ た発火時刻依存性は、実験により観測されている STDP と 共通の性質を有することを示した.今回の最適学習則の導 出では、スパイク対が与えられた条件のもとで、他のスパ イクの影響は平均化しているのに対し、一般的な生理実験 では、規則正しいスパイク対のみを繰り返し発生させ、そ の影響を見ているという点で、この両者には違いがある.し かしながら、この最適学習則において、発火時刻依存性が、 シナプス後電位の時間変化と不応期の相互作用によって与 えられることは、シナプス可塑性を理解する上で、今後の 生理実験の指針となりうるものである. 生理実験により, 発 火時刻の差によって長期増強と長期減衰が切り替わる分子 メカニズムとして, NMDA(N-methyl-D-aspartate) 受容 体、および電位依存性カルシウムチャネルの性質に起因し た,発火時刻の差によるカルシウムイオンの流入量の違い, また逆行制因子であるエンドカナビノイドの作用などが示 唆されている¹⁰⁾. これらの STDP の分子メカニズムと今回 の情報量最大化との関係は, 現時点では必ずしも明らかで はない.しかしながら、NMDA 受容体からのシナプス後 電位の短期的減衰に起因する不応性が, STDP 曲線の長期 減衰領域の時定数に影響するという実験結果も報告されて おり13)、本解説で現象論的にモデル化された不応性と、分 子生物学的性質との対応が示されつつある.神経回路のも つ機能的役割と、その分子機構との関係を明らかにするこ とは、今後の重要な研究課題である.

謝辞:本解説は学術振興会特別研究員奨励費 (1806772) お よび文部科学省科研費特定領域研究「脳の高次機能システ ム」(17022012)の補助を受けた研究に基づくものである.

参考文献

(2006年4月5日受付)

- 1) E. D. Adrian: *The basis of sensation*, W.W. Norton, New York (1928)
- A. Artola, S. Bröcher and W. Singer : Different voltage dependent thresholds for inducing long-term depression and long-term potentiation in slices of rat visual cortex, *Nature*, 347, 69/72 (1990)
- A. J. Bell and T. J. Sejnowski: An information maximization approach to blind separation and blind deconvolution, *Neural Computation*, 7, 1129/1159 (1995)
- G. Q. Bi and M. M. Poo: Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type, *J. Neurosci.*, 18, 10464/10472 (1998)
- 5) E. L. Bienenstock, L. N. Cooper and P. W. Munroe: Theory of the development of neuron selectivity: orientation specificity and binocular interaction in visual cortex, *Jour*nal of Neuroscience, 2, 32/48 (1982), reprinted in Anderson and Rosenfeld (1990)
- 6) T.V.P. Bliss and T. Lomo: Long-lasting potentation of synaptic transmission in the dendate area of anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path, J. Physiol., 232, 551/356 (1973)
- N. Brenner, W. Bialek and R. R de Ruyter van Steveninck : Adaptive rescaling optimizes information transmission, *Neuron*, 26, 695/702 (2000)
- 8) L. N. Cooper, N. Intrator, B. S. Blais and H. Z. Shouval:

Theory of cortical plasticity, World Scientific, Singapore (2004)

- 9) T. M. Cover and J. A. Thomas: *Elements of Information Theory*, Wiley, New York (1991)
- Y. Dan and M. Poo: Spike-timing dependent plasticity of neural circuits, *Neuron*, 44, 23/30 (2004)
- S. M. Dudek and M. F. Bear: Homosynaptic long-term depression in area cal of hippocampus and effects of n-methyld-aspartate receptor blockade, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89, 4363/4367 (1992)
- R. Froemke and Y. Dan: Spike-timing dependent plasticity induced by natural spike trains, *Nature*, **416**, 433/438 (2002)
- R. Froemke, M. M. Poo and Y. Dan: Spike-timing dependent synaptic plasticity depends on dendritic location, *Nature*, 434, 221/225 (2005)
- W. Gerstner and W. K. Kistler: Spiking Neuron Models, Cambridge University Press, Cambridge U.K. (2002)
- 15) D. O. Hebb : The Organization of Behavior, Wiley, New York (1949)
- 16) J. J. Hopfield: Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **79**, 2554/2558 (1982)
- D. H. Hubel and T. N. Wiesel: Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex, J. Physiol., 148, 574/591 (1959)
- 18) D. H. Hubel and T. N. Wiesel: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, J. Physiol. (London), 160, 106/154 (1962)
- E. C. Kandel, J. H. Schwartz and T. M. Jessell: *Principles of Neural Science*, McGraw-Hill, New York, 4th edition (2000)
- 20) A. Kirkwood, M. G. Rioult and M. F. Bear : Experiencedependent modification of synaptic plasticity in visual cortex, *Nature*, **381**, 526/528 (1996)
- 21) K. P. Körding and D. M. Wolpert: The loss function of sensorimotor learning, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 9839/9842 (2004)
- 22) S. Laughlin: A simple coding procedure enhances a neurons information capacity, Z. Naturforschung, 36, 910/912 (1981)
- 23) S. Laughlin, R. R. de Ruyter van Steveninck and J. Anderson: The metabolic cost of neural information, *Nature Neurosci.*, 1, 36/41 (1998)
- 24) W. B. Levy and R. A. Baxter: Energy-efficient neuronal computation via quantal synaptic failures, J. Neurosci., 22, 4746/4755 (2002)
- 25) W. B. Levy and D. Stewart: Temporal contiguity requirements for long-term associative potentiation/depression in hippocampus, *Neurosci.*, 8, 791/797 (1983)
- 26) R. Linsker: From basic network principles to neural architecture: emergence of orientation columns, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 83, 8779/8783 (1986)
- 27) R. Linsker: From basic network principles to neural architecture: emergence of orientation selective cells, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 83, 8390/8394 (1986)
- 28) R. Linsker: From basic network principles to neural architecture: emergence of spatial-opponent cells, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 83, 7508/7512 (1986)
- R. Linsker : Self-organization in a perceptual network, Computer, 21, 105/117 (1988)
- H. Markram and M. Tsodyks: Redistribution of synaptic efficacy between neocortical pyramidal neurons, *Nature*, 382, 807/810 (1996)

- 31) J-P. Nadal and N. Parga: Nonlinear neurons in the lownoise limit: a factorial code maximizes information transfer, Network: Computation in Neural Systems, 5, 565/581 (1994)
- 32) S. Panzeri, R. S. Peterson, S. R. Schultz, M. Lebedev and M. E. Diamond: The role of spike timing in the coding of stimulus location in rat somatosensory cortex, *Neuron*, 29, 769/777 (2001)
- 33) F. Rieke, D. Warland, R. de Ruyter van Steveninck and W. Bialek: Spikes - Exploring the neural code, MIT Press, Cambridge, MA (1996)
- 34) S. Thorpe, A. Delorme and R. Van Rullen: Spike-based strategies for rapid processing, *Neural Networks*, 14, 715/725 (2001)
- 35) T. Toyoizumi, J.-P. Pfister, K. Aihara and W. Gerstner: Generalized bienenstock-cooper-munro rule for spiking neurons that maximizes information transmission, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**–14, 5239/5244 (2005)
- 36) T. Toyoizumi, J.-P. Pfister, K. Aihara and W. Gerstner: Spike-timing dependent plasticity and mutual information maximization for a spiking neuron models, In L. K. Saul, Y. Weiss and L. Bottou, editors, Advances in Neural Information Processing Systems, 17, 1400(1416, Combridge MA, MIT proces (2005)

1409/1416, Cambridge MA, MIT press $\left(2005\right)$

37) G. G. Turrigiano and S. B. Nelson: Homeostatic plasticity in the developing nervous system, *Nature Reviews Neuro*science, 5, 97/107 (2004)

[著者紹介]

豊泉太郎君



1978年生,東京都出身.2001年東京工業大学 理学部物理学科卒業,06年東京大学大学院新領 域創成科学研究科博士課程修了.現在,日本学術 振興会特別研究員 PD.

。 原一幸君



1954年生,福岡県出身.77年東京大学工学部 電気工学科卒業,82年同大学大学院電子工学博 士課程修了.現在東京大学生産技術研究所教授, 東京大学大学院情報理工学系研究科教授(兼任), 科学技術振興機構 ERATO「合原複雑数理モデ ル」プロジェクト研究総括.